Nº 20. **M. Fischberg,** Basel. — Bestehen in der Ausbildung der Artmerkmale : Unterschiede zwischen den diploiden und triploiden Bastarden von *Triton palmatus* ♀ und *Triton alpestris* ♂? Mit 3 Textabbildungen.

1. Einleitung.

Die in den letzten Jahren von Fankhauser (1939-45) und mir (Fischberg 1942-47) an Urodelen ausgeführten Untersuchungen zeigten, dass sich diploide, triploide und tetraploide Individuen ausser der verschiedenen Kern- und Zellgrösse durch nichts unterscheiden. Vermehrung um ganze Chromosomensätze scheint sich genetisch nicht auszuwirken. Dies ist auch verständlich, denn es werden ja nicht nur einzelne Gene hinzugefügt, sondern die Veränderung betrifft stets das ganze Genassortiment, sodass die quantitativen Beziehungen zwischen den einzelnen Erbfaktoren gleich bleiben und somit das genetische Gleichgewicht erhalten bleibt.

Da Amphibien genetisch noch unerforscht sind, verfügt man nicht über Stämme mit bekannten Mutationen. Aus diesem Grunde konnte ich nicht die Auswirkung einer Vermehrung der Chromosomensätze auf ein durch Mutation verändertes Merkmal untersuchen. Um dennoch zu erfahren, ob durch Variation der Dosierung qualitativ verschiedener Gene ein Effekt zustande kommt, besamte ich letzten Frühling Eier von *Triton palmatus* mit Spermien von *Triton alpestris* und setzte die Eier gleich nach Besamung für ca. 20 Studen einer Temperatur von 0-1° C aus. Bekanntlich wird durch diese Kältebehandlung bei einem Teil der Eier die 2. Reifeteilung verhindert, sodass der diploide Chromosomensatz der mütterlichen Keimzelle erhalten bleibt. Die cytologische Analyse der Schwanzspitzen der erhaltenen Larven ergab 36 Tiere mit der diploiden Zahl von 24 Chromosomen und 13 triploide Individuen mit 36 Chromosomen.

Die diploiden Bastarde besitzen einen Chromosomensatz von *Triton palmatus* und einen von *Triton alpestris*. Die triploiden aber zwei Chromosomensätze von *Triton palmatus* und nur einen von

Tr. alpestris. Das Eiplasma wurde bei beiden Typen von *Tr. palmatus* geliefert. Da sich die Chromosomensätze dieser beiden Arten durch mehrere bis viele Gene von einander unterscheiden, bestehen zwischen den diploiden und triploiden Artbastarden auch quantitative Unterschiede, d. h. beim triploiden Bastard stehen alle nicht identischen Gene im Verhältnis 2 palmatus zu 1 alpestris.

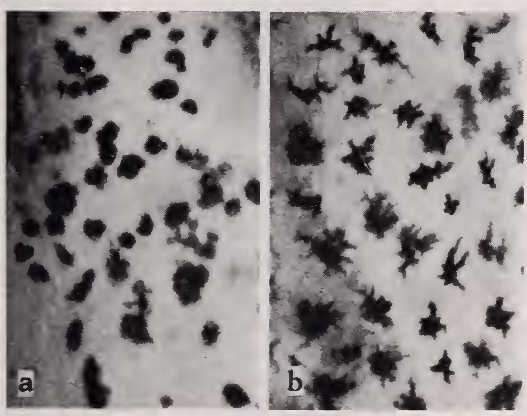


ABB. 1.
Melanophoren aus der Kopfgegend junger Larven. a) klecksige Melanophoren von *Tr. alpestris*. b) grobästige Melanophoren von *Tr. palmatus*. Vergrösserung 46 ×.

2. Die larvalen Artmerkmale der Elternarten.

Da ich letztes Jahr die diploiden Bastarde nicht bis über die Metamorphose züchten konnte, beschränke ich mich auf die Beschreibung der larvalen Merkmale.

Triton alpestris zeigt schon als alter Embryo die charakteristischen larvalen Artmerkmale: er besitzt schwärzliche Melanophoren, deren äusserst feine Verästelungen ein dichtes Geflecht bilden, sodass sie bei schwacher Vergrösserung klecksig erscheinen (Abb. 1a). Die Melanophoren sind auf dem Kopf in zwei dorsalen Streifen und zwei Backenflecken angeordnet. Auf den Körperseiten sind sie auf einen dorsalen und einen lateraler gelegenen Streifen beschränkt. Erst kurz vor der Metamorphose ändert sich das Pigmentmuster (Abb. 2 a-c).

Triton palmatus zeigt als alter Embryo die gleichen Merkmale wie *Tr. alpestris* (Abb. 2 d). Doch ca. 3 Tage nach dem Aus-

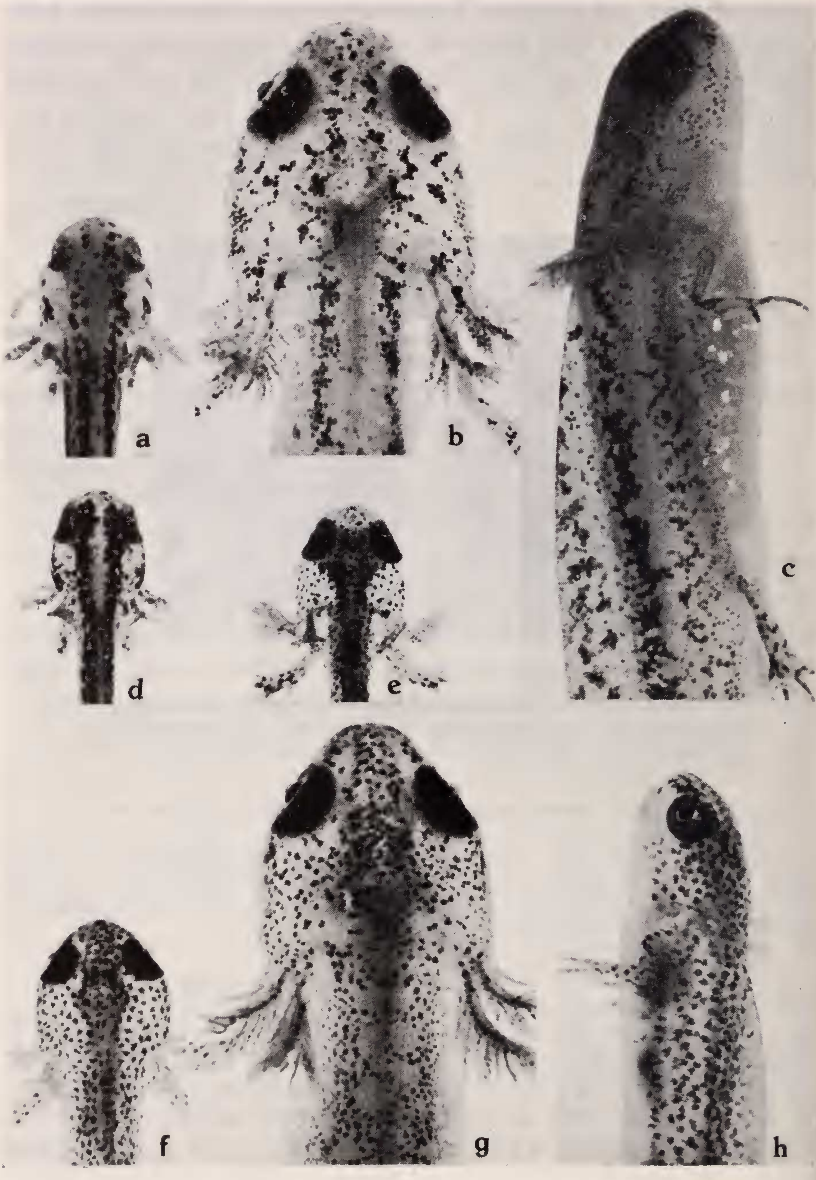


Abb. 2.

Larvale Artmerkmale. a) *Tr. alpestris* 14-tägig, b) *Tr. alp.* 80-tägig, c) *Tr. alp.* 60-tägig, d) *Tr. palmatus* 14-tägig, e) *Tr. palm.* 20-tägig, f) *Tr. palm.* 35-tägig, g) *Tr. palm.* 80-tägig, h) *Tr. palm.* 35-tägig. Vergr. 8 ×.

schlüpfen beginnen sich die in Streifen angeordneten Melanophoren aus dem Verbande zu lösen und sich über den ganzen Körper,

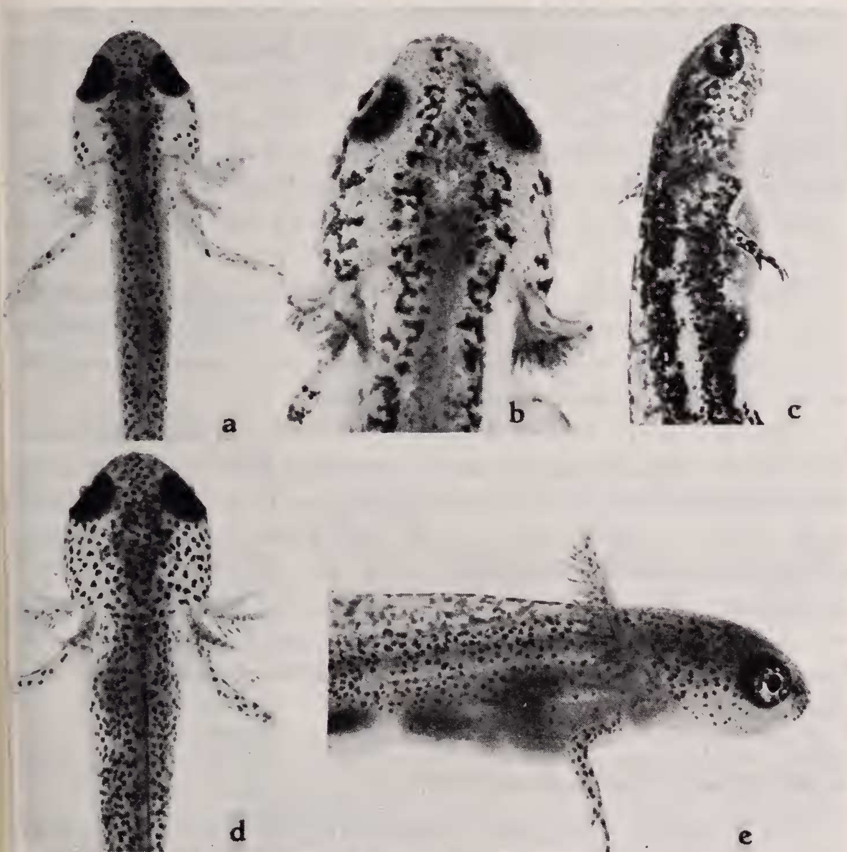


ABB. 3.

Larvale Merkmalsausbildung der diploiden (a-c) und der triploiden (d und e) Bastarde von *Tr. palmatus* ♀ × *Tr. alpestris* ♂. a) 34-tägig, b) 80-tägig, c) 56-tägig, d) 40-tägig, e) 45-tägig. Vergr. 8 × .

lie Bauchseite ausgenommen, gleichmässig u verteilen (Abb. 2 e, f und h); zugleich bemerkt man, dass lie Melanophoren nicht schwärzlich sind wie bei *Tr. alpestris*, sondern rauner erscheinen, auch sind sie, im Gegensatz zu *Tr. alpestris* robästig. Schon bei schwacher Vergrösserung sind die Verästeingen der Melanophoren sichtbar (Abb. 1 b). Bei den alten *Tr. palmatus*-

Larven finden wieder Umordnungen der Melanophoren statt, die eine erste Annäherung an den Adulthabitus zu Folge haben (Abb. 2 g).

3. Die diploiden und triploiden Bastarde.

35 der 36 diploiden Bastarde, die 12 Chromosomen von *Tr. palmatus* und 12 Chromosomen von *Tr. alpestris* besitzen, zeigen die larvalen *Alpestris*-Merkmale in fast reiner Ausbildung, während die larvalen *Palmatus*-Merkmale nicht oder kaum nachzuweisen sind. Die Merkmale von *Tr. alpestris* sind also denen von *Tr. palmatus* gegenüber stark dominant (Abb. 3 *a.c*).

Die Frage ist nun die: wirkt sich eine Verdopplung rezessiver Gene oder des Genoms in dem Sinne aus, dass die Manifestation der in einfacher Dosis vorhandenen Gene oder des Genoms unmöglich wird oder doch wenigstens überdeckt wird.

Die 13 triploiden Bastarde, die ein mehr oder weniger dominantes Genom von *Tr. alpestris*, aber ausserdem noch zwei mehr oder weniger rezessive Genome von *Tr. palmatus* besitzen, sind sehr uniform und zeigen, ganz im Gegensatz zu den diploiden Bastarden, ein deutliches Überwiegen der charakteristischen Merkmale von *Tr. palmatus.* Dies gilt sowohl für das Pigmentmuster, als auch für die Form und Farbe der einzelnen Melanophoren (Abb. 3 *d* und *e*).

4. Besprechung der Ergebnisse.

Die Tatsache, dass durch Verdopplung der einen Gengarnitur Verschiebungen der Dominanzverhältnisse erzielt werden, demonstriert nun auch für Wirbeltiere die Relativität der Dominanz. Die Ergebnisse stehen im Gegensatz zu der „Presence — and Absence — Theorie" von Bateson, aber im Einklang mit der Ansicht von Wright, Muller und Stern, die die Dominanz als Ergebnis eines Dosis-Schwellenwerteffektes ansehen.

Die Folgerung der in meinen Experimenten beobachteten Dosis-Wirkung ist die, dass je nach dem Verhältnis der Quantität bestimmter genbedingter Stoffe die Merkmale der einen,

oder aber der anderen Art zur Ausbildung gelangen.

Da die meisten bekannten Mutationen dem Wildallel gegenüber rezessiv sind, und die wenigen bekannten dominanten Mutationen homozygot meist letal sind, kann bei genetischer Untersuchung diploider Tiere, summarisch gesagt, „alles oder nichts" untersucht werden. Sollte es aber gelingen z. B. bei den genetisch gut bekannten Mäusen triploide Tiere herzustellen, sodass das quantitative Verhältnis zwischen mutiertem und Wildgen nach Belieben abgeändert werden könnte, so sind auch bei Säugern wichtige genphysiologische Resultate zu erwarten. Es könnte z. B. durch abgestufte Gendosis Klarheit über die Wirkungsketten pleiotroper Mutanten gewonnen werden.

LITERATUR.

1926. Bateson, W. *Segregation*. Journ. of Genetics 16.

1938. Fankhauser, G. *Triploidy in the newt, Triturus viridescens*. Proc. Amer. phil. Soc., 79.

1939. —— *Polyploidy in the salamander, Eurycea bislineata*. J. Hered., 30.

1945. —— *The effects of changes in chromosome number on amphibian development*. Quart. Rev. Biol., Vol. 20.

1939. Fankhauser, G. and R. B. Griffiths. *Induction of triploidy and haploidy in the newt, Triturus viridescens*, by *cold treatment of unsegmented eggs*. Proc. Nation. Ac. Sci. Washington, 25.

1944. Fischberg, M. *Veränderungen der Chromosomenzahl bei Triton alpestris nach Kältebehandlung der Eier*. Rev. Suisse Zool. 51.

1945. —— *Ueber die Ausbildung des Geschlechts bei triploiden und einem haploiden Triton alpestris*. Rev. Suisse Zool. 52.

1947. —— a) *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie durch Kältebehandlung der Eier von Triton alpestris aus verschiedenen Populationen*. Genetica, Bd. 24.

1947. —— b) *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie bei einheimischen Urodelen*. Rev. Suisse Zool. 54.

1947. —— c) *Parthenogeneseversuche an Urodelen*. Rev. Suisse Zool. 54.

1947. —— d) *Experimentelle Auslösung von haploider und diploider Parthenogenese bei den Urodelen Triton palmatus* und *Triton alpestris*. Archiv. d. Jul. Klaus-Stiftung, Bd. 22, Heft 3/4.

1945. Hadorn, E. *Zur Pleiotropie der Genwirkung*. Archiv d. Jul. Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung. Erg. Bd. zu Bd. 20.

1933. Muller, H. J. *On the incomplete dominance of the normal allelomorphs of white in Drosophila*. J. Gen. 33.

1930. Stern, C. *Multiple Allelie.* Handb. Vererbungswiss. Berlin 1930.
1929. Wright, S. *Fishers theory of dominance.* Amer. Nat. 63.
1934. —— *Physiological and evolutionary theories of dominance.* Amer. Nat. 68.

Nº 21. **H. Morgenthaler**, Bern. — Ueber subhaploide Zellen in *Triton*-Transplantaten. Mit 3 Textabbildungen.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.

Schon Fankhauser (1934) fand bei Triton in Blastulae und Abortivgastrulae Zellen mit unregelmässigen Chromosomenzahlen, die hauptsächlich durch multipolare Mitosen entstanden waren; unter ihnen befanden sich auch subhaploide, d. h. Zellen mit weniger als 12 Chromosomen. Diese Zellen haben natürlich kein vollständiges Erbgut, und es stellt sich die Frage, wie lange sie existenzfähig sind.

Fischberg (1947 S. 37) findet in seinem umfangreichen Material, das er vom Stadium Gläsner 31 an (Haftfaden und Kiemen kurze, zylindrische Fortsätze) untersucht, keine durchwegs subhaploiden Keime. Einzelne Zellen mit zu kleiner Chromosomenzahl pyknotisieren nach seiner Ansicht und werden selbst in euploider (= mit einem bis mehreren ganzen Chromosomensätzen) Umgebung eliminiert. Fankhauser und wir fanden nur Keime mit mehr oder weniger grossen subhaploiden Bereichen. Alle diese Keime waren nicht im Stande zu gastrulieren. Die Frage der Lebensfähigkeit solcher subhaploider Zellbereiche kann durch Transplantationen weiter untersucht werden. Die Experimente, die in Abb. 1 schematisch dargestellt sind, wurden gemeinsam mit Herrn Prof. Baltzer ausgeführt.

Es wurde bei der Herstellung von haploiden Triton-Merogonen (nach der Methode von Curry-Stauffer) gerade auf unregelmässige Furcher geachtet, in der Hoffnung, dass sich in solchen Fällen subhaploide Zellbereiche entwickeln. Von 5 Spendern wurde Material entnommen und von dreien konnten Schnittserien hergestellt werden. Zwei dieser Fälle sind im folgenden beschrieben: